16-22 15373(3)

动 物 学 研 究 1996, 17 (1): 16—22 CN 53-1040／Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

包囊游仆虫皮层和营养核的超微结构研究

顾福康 季玲妹
(华东师范大学生物学系 上海 200062)

G959.11C.4

摘要 为研究纤毛虫在不同生理条件下结构的分化及其调节机理，本文应用透射电镜术显示、营养期包囊游仆虫背、腹面皮层表膜下含 3 种方式排列组成的纵微管层以及深部微管；口区皮层内含高电子密度的杆状小体；口围带小膜基部含电子致密带和小膜托架，棘毛基体基部及基体下微管束形成围棘纤维篮；背纤毛基体下方也含微管结构；大核染色质附着在核膜上，核膜其他区域有规则排列的核孔。

关键词 包囊游仆虫，微管，小膜托架，围棘纤维篮，大核 皮层，营养核，超微结构

作者在对腹毛目纤毛虫游仆虫属(*Euplotes*)的研究中，继 Yonezawa(1985)在日本发现包囊游仆虫(*Euplotes encysticus*)后，在上海也采集到这种游仆虫。有意义的是，这种纤毛虫在正常生命活动中于一定条件下极易形成包囊和脱包囊，经历细胞结构模式的显著变化过程。目前，对纤毛虫的毛基体吸收型包囊(kinetosome-resorbing cyst)研究得较深入，但对游仆虫类形成的毛基体非吸收型包囊(non-kinetosome-resorbing cyst)则知之不多，对后者的研究很可能为深入探索真核细胞模式形成机理提供新的资料(顾福康等，1992b)。为此，作者在对包囊游仆虫做了一系列观察(顾福康等，1990，1991a，1992a)后，试图应用透射电子显微镜术揭示其营养期细胞结构特征，为进一步从超微结构水平研究纤毛虫形成包囊和脱包囊过程中结构的分化特征及其调节机理提供必要的比较资料。

1 材料和方法

1.1 材料

1988 年春季在上海动物园小湖内采集，经分离和纯系培养后的包囊游仆虫。

1.2 方法

1.2.1 培养方法 在室温下，先用小麦粒孵化的细菌培养草履唇滴虫(*Chilomonas paramecium*)，再以唇滴虫作食料喂食游仆虫。

1.2.2 透射电镜标本制备方法 选非分裂期游仆虫，用 0.1 mol／L 二甲砷酸钠缓冲液配制的 1%锇酸和 3%戊二醛混合液，于 4℃ 下将细胞固定约 30 min，之后用 0.1 mol／L 二甲砷酸钠缓冲液洗涤 3 次，每次 10 min；用梯度酒精脱水，每次 10 min，然后逐渐转移到纯丙酮中；用 618 环氧树脂将材料包埋，在 40℃ 下聚合约 20 h，再转到 60℃ 聚合

* 国家自然科学基金资助项目
本文 1994 年 10 月 14 日收到，同年 11 月 28 日修回

48 h。常规透射电镜切片、染色、观察、照相。

文中所用名词术语主要参照顾福康(1991)和Corliss(1979)。

2 结 果

2.1 表膜及表膜下微管

包囊游仆虫细胞的外层界膜是表膜，表膜由质膜和内、外表膜泡膜3层膜组成，其中质膜是覆盖于整个细胞表面的一层连续结构，除在着生纤毛的位置质膜形成凹陷或伴同纤毛形成突起外，其在细胞的大部分位置为平滑的波纹状。间或质膜向外形成隆起，该隆起下往往是相邻两个表膜泡的起始位置。表膜泡外膜紧贴质膜，内膜在细胞内面，内、外膜以等距离间隔形成一狭长的膜囊延伸在细胞内表面，表膜泡内沉积有小颗粒物。

细胞背、腹面表膜的结构相似，但两者表膜下分化程度不一样，且在背、腹面不同部位也不一样。在细胞背、腹交界处，背表膜下含有一层微管，其中每3根微管为一个单元形成"品"字形结构，间隔一定距离纵走细胞前后端；腹表膜下也含有一层微管，其中单根微管以一定间隔纵走细胞前后端（图1）；在细胞背嵴右侧表膜下，分化出成群微管组成的微管层，每群含10—20根微管，其微管群按一定间隔纵走细胞前后端。有时微管层内发出单根微管，伸向细胞质深处（图2）。并且在该微管层下，常见不规则分布的微管群，每群微管有10—40根，数目不等（图3）。在微管层附近含有线粒体。但在背纤毛两侧的表膜下，则是单根微管按一定间隔形成微管层(图14，15)。

2.2 纤毛区

2.2.1 口区 包囊游仆虫口区位于虫体左前侧，其中口区中紧邻口侧膜的唇部皮层内布满高电子密度的杆状小体，它们的长短、粗细不一，大部分以虫体前后轴定向，非规则排列（图4）。组成口围带的每个小膜单元含3列纤毛，其中前列纤毛少，后2列纤毛数目较接近。由经过纤毛杆的横切片显示，其中由纤毛膜围着的周围微管和中央微管为典型的"9+2"结构组成（图5）。横切小膜单元（图6），其中每列纤毛基体及相邻纤毛列的纤毛基体间具有高电子密度的连接结构，其纤毛基体的前、后端分别是横微管和纤毛后微管的起始位置。每个小膜中后列纤毛的右侧基体向后发出微管束，并且位于小膜纤毛基体下的小膜托架右侧连接面皮层内含有纵横交错的微管（图7、8）。纵切经过小膜内3列纤毛的基体显示，其纤毛杆和基体以基板为界，基体是直径和高之比约为1∶1.5的圆柱体，基体底部有一条电子致密带，相应于基体间隔下一段带的紧下方有柱状纤维物质以短距离固着在皮层内。小膜两侧表膜下皮层内有纵横交错的微管纤维（图9）。

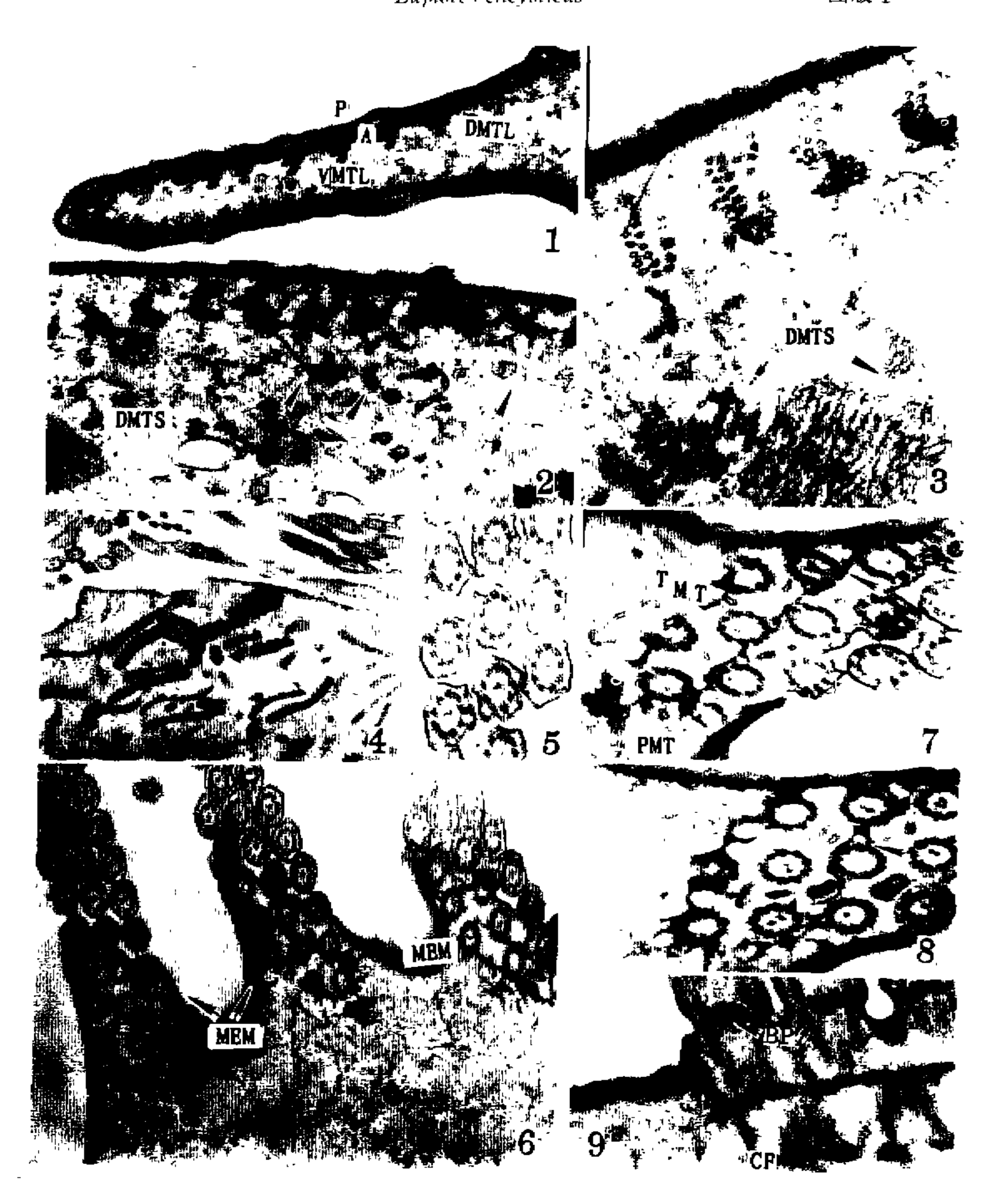
2.2.2 棘毛区 横棘毛纤毛区的横切面显示，围着棘毛的围棘纤维篮，其表膜下由单根微管按一定间隔排列成微管层（图10）。纤毛基体是直径和高之比约为1∶4的圆柱体，其大部分深埋于表膜下皮层内，底部附着高电子密度的纤维束，其中基体向前方发出横微管束，向后发出纤毛后微管束。每束纤毛后微管10根至数十根不等。并且，紧靠围棘纤维篮的位置有侧囊，附近有线粒体（图11）。

组成额腹棘毛的每2个基体间以高电子密度的基体间连接相联系，基体圆柱体的直径和高之比约为1∶3.5，基体底部附着在浓密物质集成的结构上，基体下方穿过微管束，其微管与表膜平行伸向远处（图12、13）。

2.2.3 背纤毛区 背纤毛基体圆柱体的直径和高之比约为1∶3，基体位于纤毛凹陷内，

顾福康等：包囊游仆虫皮层和营养核的超微结构研究

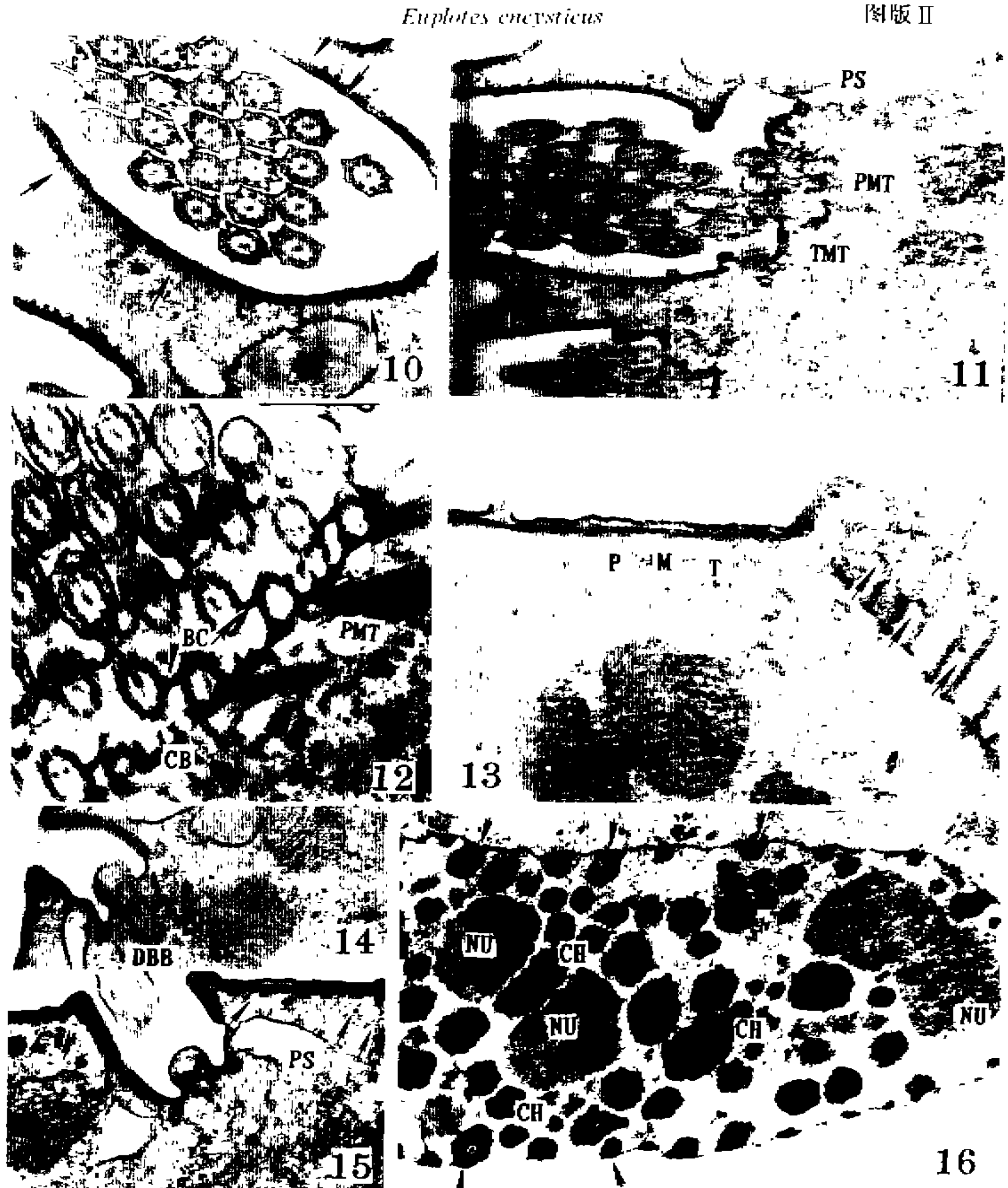
Gu Fukang et al.: An ultrastructural study on cortex and macronucleus of *Euplotes encysticus* 图版 I



顾福康等：包囊游仆虫皮层和营养核的超微结构研究

Gu Fukang *et al.*: An ultrastructural study on cortex and macronucleus of *Euplotes encysticus*

图版 II



纤毛膜和凹陷区表膜的质膜相接续，表膜泡终止在基体两侧邻近纤毛膜的位置。基体周围有膜囊和线粒体（图 14、15）。基体下方含有纵横交错的微管，其中某些横微管一直伸展到基体右侧表膜嵴下的微管束附近。

2.3 营养核

大核染色质为高电子密度的致密型颗粒，染色质间的核仁为低电子密度的非致密型颗粒。核膜波形，膜内面附有染色质。无染色质附着的核膜位置有核孔，由于核孔在核膜上形成规则的间隙，看上去似虚线状（图16）。

3 讨论和小结

3.1 Grim(1967)、Grim 等(1980)和 Bussers 等(1986)应用透射电子显微镜术揭示：阔口游仆虫(*Euplotes eurystomus*)和粘游仆虫(*E. muscicola*)的腹面皮层表膜下含有以单根微管按一定间隔排列的纵微管层，背面皮层表膜下含有按每3根微管组成一个"品"字形单元以一定间隔排列的纵微管层。本文从包囊游仆虫上观察到，非纤毛区皮层中在背腹交界区以及背腹面皮层表膜下具有与上述游仆虫相似的微管结构，并且在所述的这些微管层下均有深部微管以及皮层线粒体，全部微管组成包囊游仆虫非纤毛区皮层细胞骨架。

3.2 包囊游仆虫纤毛区皮层中，除表膜（质膜和内、外表膜泡膜）、纤毛基体（含基体微管）、基体附属结构（基体间连接以及基体发出的横微管、纤毛后微管）和线粒体等具有相似的结构特征外，其中口区皮层中由纤毛组成的口围带小膜的基部以电子致密带和柱状纤维物质联系在一起形成小膜托架，小膜托架两侧形成纵横交错的微管；棘毛区皮层其纤毛基体基部由基体托架和基体下微管束形成围棘纤维篮，篮下方也有微管束；背纤毛区皮层基体下方含有的微管其中某些一直伸展到基体右侧表膜嵴下的微管束附近。由此看来，棘毛区皮层的微管结构有了进一步分化，其微管和纤毛结构形成的镶嵌式构造比非纤毛区皮层更复杂。这些结果与作者以前对一种游仆虫(*Euplotes* sp.)的光镜和扫描电镜观察（顾福康等，1989，1991b）相一致。

3.3 Walker 等(1980)在营养期楯形双睫虫(*Diophrys scutum*)口区的电镜照片中显示了许多由膜包裹着的盘状小体(disc)及其旁侧的大量杆状小体，认为盘状小体是这种纤毛虫的食物泡膜前体，但他们没有提到杆状小体。作者在包囊游仆虫口区皮层未见盘状小体，而观察到杆状小体。目前对其他纤毛虫未见类似杆状小体的报道，对这些结构的作用尚不清楚，抑或它们也是形成食物泡膜的物质来源之一，但这有待进一步观察来确定。

3.4 营养期包囊游仆虫大核中，许多大核染色质附着在核膜上，并且无染色质附着的核膜区域有大量规则排布的核孔。在大核上出现如此多核孔的情况在形成包囊和脱包囊初期的翁尼柯虫(*Onychodromus acuminatus*)的大核中也观察到(Jareno, 1985)，但许多染色质附着在核膜内面的现象则很少见，其功能意义尚待进一步探索。

图 版 说 明

图版Ⅰ(Plate Ⅰ)

1 表膜及表膜下微管层(P：质膜，A：表膜泡，DMTL：背表膜下微管层，VMTL：腹表膜下微管层)[Pellicle (P: plasmolemma, A:alveolus) and MT layers beneath the pellicle (DMTL & VMTL-MT layers of the dorsal and ventral pellicle]. ×49000

2,3 背嵴右侧表膜下微管层(箭头示来自微管层的单根微管)及深部微管(DMTS)[MT layers beneath pellicle of right dorsal ridge (arrows show single MT from the MT layers) and deeper MTs (DMTs)]，×22500，×46000

4 口区皮层内的杆状小体(Cortical rods in the oral region)，×9200

5 显示"9+2"模式的纤毛杆横切片(Cross section showing "9+2" pattern of ciliary shaft)，×30000

6,7,8 经过小膜(MEM)的纤毛基体横切片(PMT:纤毛后微管、TMT:横微管、箭头示基体间连接)[Cross sections showing basal bodies of membranelles (MEM) (PMT postciliary MTs, TMT:transvers MTs, arrows show connection between basal bodies]，×11300，×32400，×32500

9. 经过小膜的纤毛基体的纵切片(BP 基板、CF:柱状纤维、EDB 电子致密带)[Longitudinal section showing basal bodies of membranelles (BP basal plate, CF columnar fibers, EDB:electron-dense band)]，×47000

图版 II (Plate II)

10,11. 围棘纤维篮的表膜下微管层(箭头所示)及纤毛后微管(PMT)、横微管(TMT)和侧囊(PS)[MT layers beneath pellicle of surrounding fibrillar basket, and postciliary MTs (PMT), transvers MTs (TMT) and parasomal sacs (PS)]，×25000，×17000

12. 纤毛后微管(PMT)和纤毛器托架(CB)、基体间连接(BC)[Postciliary MTs (PMT), ciliature brackets (CB) and the connections (BC)]，×32000

13. 基体间连接(箭头所示)和平行于表膜的部分纤毛后微管(PMT)[The connections (arrows) and a portion of PMT paralleled to pellicle]，×33000

14,15. 背纤毛基体(DBB)及其两侧皮层表膜下微管层(箭头所示)、侧囊(PS)[Bristle basal body (DBB), MT layers beneath the both sides of pellicle (arrows) and parasomal sacs (PS)]，×22000，×23000

16. 大核(CH:染色质，NU:核仁、箭头示附着核膜的染色质)[Macronucleus (CH:chromation, NU:nucleolus, arrows show the chromatin attached to unclear membrane]，×9000

参 考 文 献

顾福康，1991. 原生动物学概论. 北京：高等教育出版社. 335

顾福康、张作人，1989. 一种游仆虫棘毛基部纤维的形态及其在形态发生过程中的演化. 动物学研究，10(2)：89—96.

顾福康、张作人，1990. 包囊游仆虫皮层及其纤毛结构的形态学研究. 华东师范大学学报（自然科学版），4：102—109

顾福康、张作人，1991a. 包囊游仆虫包囊形成和解脱过程中纤毛器的分化. 动物学报，37(3)：287—292.

顾福康、张作人，1991b. 一种游仆虫皮层纤维结构的扫描电镜研究. 动物学研究，12(4)：337—342.

顾福康、张作人，1992a. 包囊游仆虫包囊形成和解脱过程中大、小核的研究. 动物学报，38(2)：208—213.

顾福康、张作人，1992b. 纤毛虫形成包囊和脱包囊的研究及其意义. 动物学杂志，27(5)：48—53

Bussers J C, Hoesdorff M, Bolome M, Greco N, Goffinet G, *et al.* 1986. L'enkystement du cilie hypotriche *Euplotes muscicola*. *Protistologica*, 22(4)：457-460

Corliss J O, 1979. The ciliated protozoa. Pergamon Press. 455

Grim J N, 1967. Ultrastructure of pellicular and ciliary structures of *Euplotes eurystomus*. *J. Protozool.*, 14(4)：625-634.

Grim J N, Halcrow K R, Harshbager R D, 1980. Microtubules beneath the pellicles of two ciliate protozoa as seen with the SEM. *J. Protozool.*, 27(3)：308-310

Jareno M A, 1985. Etude l'enkystement et du dekystement chez *Onychodromus acuminatus* (Ciliata, Hypotrichida). *Protistologica*, 21(3)：313-321

Walker K. Maugel T K, 1980. Encystment and excystment in hypotrich ciliates. Ⅱ. *Diophrys scutum* and remarks on comparative features. *Protistologica*, 16(4): 525-531.

Yonezawa F 1985 New hypotrichous ciliate *Euplotes encysticus* sp. nov *J Sci Hiroshima Univ* Ser. B Dov. 1, 32(1): 35-45

AN ULTRASTRUCTURAL STUDY ON CORTEX AND MACRONUCLEUS OF *Euplotes encysticus*

Gu Fukang Ji Lingmei

(*Department of Biology, East China Normal University, Shanghai* 200062)

Abstract

Transmission electron microscopy reveals: (1) At the non-ciliated regions of this organism, under the pellicles of both dorsal and ventral cortex, there are longitudinal microtubule (MT) layers arranged in regular intervals: 3 MT per unit under dorsal pellicle, and 1 MT per unit under ventral pellicle, while under dorsal ridge pellicle, 10-20 MT per unit. Still, under all these MT layers, there are deeper MTs and cortical mitochondria. (2) High electron-dense rods are present in the oral cortex. In cortex of ciliated regions, besides pellicles, basal bodies, and their related structures, there are membranelle bracket (formed by the connection of electron-dense bands with cylindrical fibrous matters) at the base of AZM membranelles. On both sides of ciliated basal bodies of cirral regions, there are surrounding fibrillar cirral baskets, formed by basal body brackets and MT ribbons under basal bodies. Still, beneath these brackets, there are again MT ribbons. Among these MTs under basal bodies of dorsal cilia, some of them extend near to the MT ribbons under pellicle ridges. (3) Within the macronucleus, many chromatin attached to nuclear membrane, and many regularly arranged nuclear pores scattered on other regions of the membrane.

Key words *Euplotes encysticus*, Microtubule, Membranelle bracket, Surrounding fibrillar basket, Macronucleus